

BIOLOGÍA FLORAL Y REPRODUCTIVA DE *Anthurium kunthii* Y *Anthurium caucavallense* (ARACEAE) EN UN FRAGMENTO DE BOSQUE SECO DE COLOMBIA

Jorge Mario Ruiz Idarraga

Universidad del Valle, Apartado Aereo 25360, Cali, Colombia.

correo electrónico: jorge.ruiz.i@correounivalle.edu.co

Alba Marina Torres

Universidad del Valle, Apartado Aereo 25360, Cali, Colombia.

correo electrónico: alba.torres@correounivalle.edu.co

Leonardo Guevara Ibarra

Universidad del Valle, Apartado Aereo 25360, Cali, Colombia.

correo electrónico: leonardo.guevara@institucion.co

RESUMEN

La biología floral del género *Anthurium* (Araceae) ha sido poco estudiada especialmente en Colombia, a pesar de ser la región con mayor diversidad de aráceas del neotrópico. Aun menos se han estudiado en ecosistemas de Bosque seco tropical, considerados los ecosistemas más amenazados del país. Por esto, se estudió la biología floral de dos especies simpátricas, *A. kunthii* y *A. caucavallense*. En ambas, se caracterizó la fenología y morfometría floral, los visitantes florales y posibles polinizadores (entre 9:00h y 16:00h), a partir de muestreos quincenales y mensuales desde abril 2016 a enero 2017. Se identificaron cinco estados fenológicos (fenofases): Pre antesis, Antesis, Post antesis y Pre fructificación y Fructificación. El sistema reproductivo se determinó a partir de pruebas de polinización cruzada y autopolinización en campo, complementando con la relación P/O para cada especie. La floración de ambas especies se relacionó a épocas secas seguido de una estación de floración asociado a épocas lluviosas. Ambas especies fueron muy diferentes morfológicamente entre ellas, aumentando de tamaño conforme cambiaban de fenofase. La lista de visitantes florales es grande, pero muchos son herbívoros, oportunistas o ladrones. Los polinizadores efectivos fueron abejas recolectoras de polen atraídas principalmente por el aroma en las inflorescencias y recompensadas con polen y secreciones estigmáticas. Entre los visitantes florales, destacó la presencia de *Cyclanthura* durante la antesis, evidenciando la asociación *Cyclanthura-Anthurium*. Esta asociación resultó en daños estructurales, cambios morfológicos y la posterior muerte de toda o parte de las inflorescencias, catalogando esta asociación como planta-herbívoro, y no planta-polinizador considerado anteriormente.

Palabras clave: Abejas, Coleoptera, Cyclanthura-Anthurium, Diptera, Fenología, Hymenoptera, Sistema reproductivo.

ABSTRACT

The floral biology of the genus *Anthurium* (Araceae) has been poor studied especially in Colombia, with greater diversity of neotropic aráceas. Even less have been studied in tropical dry forest ecosystems, considered the most endangered ecosystems in this country. For this reason, we studied the floral biology of two sympatric species, *A. kunthii* and *A. caucavallense*. In both, phenology and morphometry was characterized, floral visitors and possible pollinators (between 9:00 a.m. and 4:00 p.m.), from biweekly and monthly samplings from April 2016 to January 2017. Five phenological states (phenophases): Pre anthesis, Anthesis, Post anthesis and Pre fructification and Fruiting. The reproductive system was determined from tests of cross-pollination and self-pollination in the field, complementing with the P / O ratio for each species. Flowering of both species was related to dry seasons followed by a flowering season associated with rainy seasons. Both species were very different morphologically between them, increasing in size as they changed of phenofase. The list of floral visitors is large, but many are herbivores, opportunists or nectar thieves. Effective pollinators were pollen collecting bees attracted mainly by the fragrance in inflorescences and rewarded with pollen and stigmatic secretions. Among the floral visitors, the presence of *Cyclanthura* during anthesis was highlighted, evidencing the association *Cyclanthura-Anthurium*. This association resulted in structural damage, morphological changes and subsequent death of all or part of the inflorescences, listing this association as plant-herbivore, and not plant-pollinator previously considered.

Key words: *Bees, Coleoptera, Cyclanthura-Anthurium, Diptera, Phenology, Hymenoptera, Breeding system.*

INTRODUCCIÓN

La familia Araceae es la más diversa dentro del grupo de plantas monocotiledóneas en términos de su anatomía y morfología (Mayo et al. 1997). Dentro de esta familia, el género *Anthurium* es uno de los más diversos y complejos taxonómicamente, es estrictamente neotropical (Croat 1980) y comprende más de 900 especies (Carlsen & Croat 2013). Dentro de la biología floral de la familia arácea incluyendo el género *Anthurium*, la mayoría de los estudios se han dirigido a entender las particulares relaciones de la ecología de la polinización (Schwerdtfeger et al. 2002). Las revisiones realizadas por Gibernau (2003) muestran que la estrategia de polinización del género *Anthurium* es del tipo “clásica”, al igual que los géneros *Calla* y *Symplocarpus*, en la cual la inflorescencia no engaña al polinizador (*i.e.* *Arum*, *Heliconia*), ni cumple un rol en la reproducción del mismo (*i.e.* *Dieffenbachia*, *Colocasia*, *Peltandra*, *Philodendron*). La estrategia “clásica” permite que las inflorescencias sean polinizadas por una gran diversidad de insectos, incluyendo Drosophilidae (Diptera), Cecidiomyiidae (Diptera), Curculionidae (Coleoptera), Apidae (Hymenoptera: tribu Euglossini) (Dressler 1968; Madison 1978; Croat 1980; Schwerdtfeger et al. 2002; Gibernau 2003; Franz 2007; Guevara-Ibarra et al. 2015), sugerenamente colibríes (Kraemer & Schmitt 1999) y el viento (Valerio-Gutiérrez & Villalobos-Solano 1980).

Las interacciones “clásicas” polinizador-*Anthurium* han sido menos estudiadas (Chouteau et al. 2008; Henrich et al. 2010), al igual que la fenología floral (Croat 1980), Valerio-Gutiérrez & Villalobos-Solano 1980, Guevara-Ibarra et al. 2015, Morales et al. 2015), y su relación con las condiciones climáticas. La información sobre el género *Anthurium* en Colombia es incipiente, considerando que pertenece a la zona con mayor diversidad de aráceas en el neotrópico (Croat 1992) y que los únicos trabajos reportados sean los de Kraemer & Schmitt (1999), Herrera-Palma (2015), Morales et al. (2015), Guevara-Ibarra et al. (2015), Sánchez et al. (2015) y Gómez-Murillo & Cuatrecasas-Hernández (2016). De estos trabajos solo Guevara-Ibarra et al. (2015), lo realizaron en un ecosistema de bosque seco tropical, considerado uno de los ecosistemas más degradados, amenazados y poco estudiados en Colombia (Pizano & García 2014), con altos grados de endemismo y especiación (Pennington et al. 2006).

A. kunthii y *A. caucavallense* son dos especies simpátricas en el bosque de la Hacienda Alejandría (Risaralda, Colombia), considerado uno de los últimos refugios de plantas en grave peligro de extinción del valle geográfico

co del río cauca, donde confluye floral típica de bosques secos y bosques más húmedos (P.A. Silverstone-Sopkin, com. pers.). *Anthurium kunthii* (sec. *Dactylophyllum*) es una hierba hemiepífita, trepadora, con numerosas raíces en cada nudo. Se distribuye desde Costa Rica hasta Perú y Bolivia en bosques húmedos, debajo de los 500 msnm (Croat 1983). En Colombia se encuentra principalmente en la región amazónica (Madison 1978). *A. caucavallense* (sec. *Pachyneurium*) es epífita o terrestre, es una planta considerada “litter-trapping”, debido a que atrapa hojas y detritus que caen sobre sus raíces y así obtiene nutrientes (Zona & Christenhusz 2015). Tiene distribución restringida para Colombia. El objetivo de esta investigación fue estudiar la biología floral de dos especies de *Anthurium* y contrastar sus estrategias de reproductivas en un fragmento de bosque seco tropical perteneciente al valle geográfico del río cauca.

MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio fue realizado en el bosque de La Hacienda Alejandría (04°51'28"N, 75°53'03"W) de 19 ha y 940-990 m de altura, ubicado en el extremo norte del valle geográfico del río cauca, municipio de Pereira, departamento de Risaralda, entre abril del 2016 y enero del 2017. La temperatura promedio anual para este periodo fue de 24,7 °C y la precipitación anual fue 1.891 mm (Figura 1) (IDEAM, Instituto de Hidrología 2014). El bosque tiene una zona plana que se inunda someramente en épocas de lluvia, y está cubierto por hierbas de las familias Araceae, Costaceae, Heliconiaceae, Marantaceae y Zingiberaceae. El bosque de la Hacienda Alejandra es de los más diversos del valle geográfico del río cauca, con 340 especies de plantas vasculares colectadas, por lo que es uno de los últimos refugios de plantas del valle geográfico del río cauca (J.P.A. Silverstone-Sopkin, com. pers.).

Fenología Poblacional

Se escogieron dos especies, *A. caucavallense* y *A. kunthii*, cada una con 30 individuos. Para cada especie se registraron las inflorescencias y la fenofase a saber: Pre antesis (Pant) (a), Antesis (Ant) (b), Post antesis (AntP) y Pre fructificación (Pfrut) (c) y Fructificación (Frut) (d), según las definiciones de (Croat 1980; Pontes et al. 2014).

Se realizaron análisis de estadística circular (Zar 2010) a partir de las frecuencias de individuos en las fenofases: (a)-(d) para cada mes. Las fenofases Post antesis y Pre fructificación no fueron claramente diferenciables

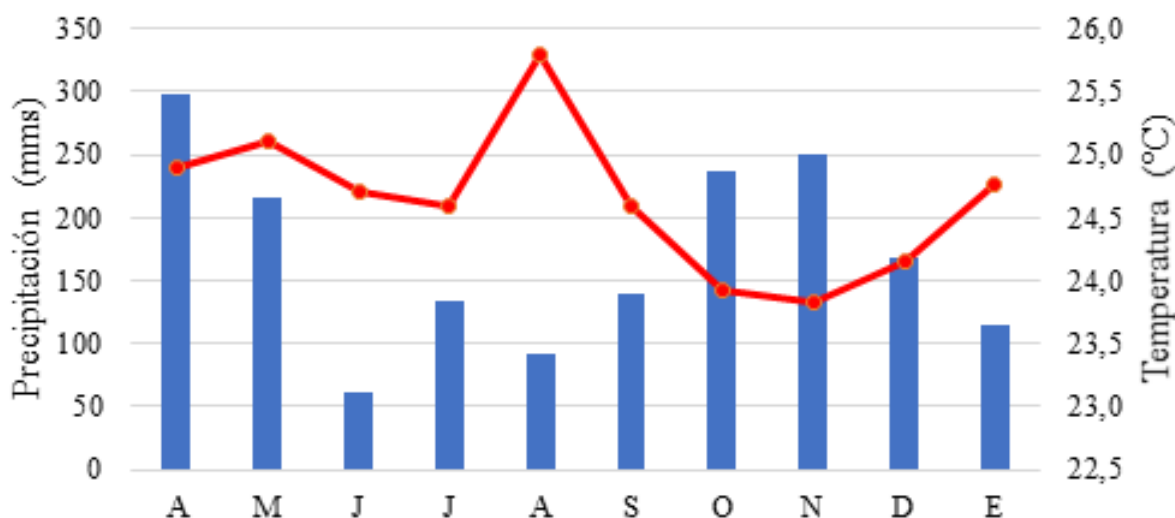


Figura 1. Precipitación mensual total (Barras) y temperatura promedio mensual (Líneas) en el bosque de la Hacienda Alejandría, Risaralda, Colombia, entre Abril del 2016 y Enero del 2017. Presenta picos de alta precipitación en los meses de abril y noviembre, y picos de alta temperatura en agosto.

en ambas especies, por lo que se consideraron una misma fenofase: (c). La frecuencia de ocurrencia por especie de cada fenofase fue calculada para cada mes y transformada a ángulos. Se calcularon las variables fenológicas recomendadas por Morellato et al. (2010). Estadísticamente se evaluó la hipótesis nula (H_0): los datos alrededor del círculo están uniformemente distribuidos a lo largo del círculo, a través del test de Reyleigh (Z). Se usó el programa ORIANA (Kovach Computing Service 2016). Los datos se analizaron bajo la presunción de ser unimodales y bimodales, comparando ambos supuestos, por lo cual se analizaron todos los datos en conjunto Abril 2016-Enero 2017, y separadamente los meses de Abril-Agosto 2016 y Septiembre 2016-Enero 2017, según las recomendaciones para datos bimodales dadas por Morellato et al. (2010) y Zar (2010).

Fenología floral

Esto es igual a lo entendido por Croat (1980) como “comportamiento de la inflorescencia”. Se describieron los cambios morfológicos cualitativos relacionados con la edad de la inflorescencia y las cinco fenofases descritas. Se hicieron muestreos quincenales entre abril y agosto de 2016, en inflorescencias de 30 individuos escogidos al azar. Se registraron las características morfológicas descritas por Croat & Bunting (1979), Croat (1980) y Pontes et al. (2014).

Morfometría floral

Se colectaron 25 inflorescencias para cada especie,

se fijaron en ácido acético glacial (5 ml), formaldehído (5 ml) y alcohol 70 % (90ml) (AFA) FAA y se conservaron en alcohol al 70 % (Shivanna & Tandon 2014). Cada inflorescencia colectada se clasificó por fenofase (a)-(d) a excepción de la antesis (b), donde se diferenció antesis femenina (a1) y antesis masculina (a2). Se realizaron mediciones propuestas por Pontes et al. (2014) y Croat & Bunting (1979). Se fotografiaron las inflorescencias en el laboratorio y se midió cada variable con el software ImageJ (Rasband 2016). Se realizaron comparaciones entre especies de las medias de cada variable de cada fenofase, con la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney pareada, con el programa PAST (Hammer et al. 2001).

Visitantes florales

Se observaron y clasificaron los visitantes florales entre Abril y Octubre 2016, principalmente desde las 9:00 hasta las 16:00 (Croat 1980), para un total de 230 horas de observación. Cada visitante floral se clasificó taxonómicamente y se colectó un espécimen de referencia para cada taxón. Se anotaron datos de abundancia, número de visitas y órganos florales tocados por el visitante (e.g. estigma, anteras, tépalos) (Dafni 1992) y fenofase.

Sistema reproductivo

Se realizaron cuatro pruebas de polinización (Kearns & Inouye 1993; Shivanna & Tandon 2014): (1) polinización natural, (2) polinización cruzada, (3) autopolinización espontánea y (4) autopolinización inducida. El

resultado positivo de estas pruebas fue la fructificación de las inflorescencias. Los datos se complementaron con el cálculo de la relación polen/ovulo (P/O) descrita por Cruden (1977), donde el número óvulos se consideró igual al número de semillas producidos por los frutos para ambas especies. A través del protocolo descrito por Chouteau et al. (2006) y el conteo del número de flores presentes en cada inflorescencia colectada, se calculó la cantidad de granos por flor y por inflorescencia para cada especie.

RESULTADOS

Comportamiento de la inflorescencia de *Anthurium kunthii*

El pedúnculo fue siempre erguido, color verde claro a verde oscuro, y en ocasiones color purpura y/o rojizo o con manchas purpuras durante la Pant (Fig. 3a) y acentuándose en la antesis, con puntos más claros sobre la superficie. La espata, al no abrir completamente durante la Pant, invagina el espádice formando una inflorescencia en forma de U. La espata fue de color verde a verde claro lustroso, con bordes purpura, rojo, café, cobre o verde más claro en relación al centro de la espata. Los tépalos fueron lisos y papilares, de color gris verdoso a verde claro con un halo verde oscuro alrededor del ovario en Pant, aumentando su tonalidad gris durante la antesis. Una vez inicia la AntF (Fig. 3b) la coloración de los tépalos acentuó el contraste con los estigmas verde oscuro. Estos pudieron ser color purpura al estar expuestos al sol. Los estigmas lineales u ovalados se desarrollan circulares y papilares, con abundante secreción estigmática. Al finalizar los ovarios se hinchan un poco, sin cambios de coloración, y los estigmas se vuelven cóncavos. Al pasar uno a dos días, y se desarrollaron las anteras estrictamente desde la base, dando inicio a la AntM (Fig. 3c). Primero se desarrollan las anteras perpendiculares y después las anteras paralelas, sin cubrir la totalidad del ovario. El polen fue amarillo y se tornó blanco con el tiempo, de manera que hubo poco polen amarillo al finalizar la antesis. Los ovarios permanecieron color verde claro y estuvieron hinchados en las flores de mayor desarrollo.

Durante la AntP (Fig. 3d) y la Pfrut, (Fig. 3e) los colores se tornaron opacos. Los tépalos color gris a café claro, tuvieron una superficie áspera y dura. Las flores no polinizadas continuaron con los ovarios hinchados de color verde o con bordes color purpura intenso. A diferencia de éstos, los frutos en formación permanecieron verdes, a verde claro, y evidentemente más grandes. Con el paso del tiempo, los tépalos se agrandan y sus superficies se separan, dejando ver el interior color verde oscuro. En la estación de Fructificación (Fig. 3f) Los tépalos engrosan y se separan a causa del ensanchamiento del fruto inmaduro. El

fruto cambia de color desde el ápice, desde verde claro, tornándose purpura hasta completamente rojo. Al madurar los frutos (color rojo), los tépalos antes hinchados se adelgazan y muestran el interior color rojo, con la superficie de los tépalos color verde claro. Si las flores fueron polinizadas irregularmente, la infrutescencia se vuelve curva o en forma de U.

Comportamiento de la inflorescencia de *Anthurium caucavallense*

El pedúnculo floral en general fue verde a verde claro, con variaciones de color desde purpura, hasta rojo-rosado. Estos colores estuvieron presentes en forma de anillos o manchas alrededor del pedúnculo, siendo el color principal verde o purpura. Las inflorescencias e infrutescencias fueron colgantes, pero tienden a estar erguidas al apoyarse sobre el grueso peciolo o la lámina de las hojas jóvenes. Al ocurrir perturbaciones o fuertes vientos, estas inflorescencias sin importar la fase, se volvieron colgantes. La espata siempre estuvo presente en todas las fenofases. En la Pant (Fig. 3g), la espata permaneció cerrada, de color verde a verde claro, tornándose purpura o rojiza en forma de manchas o líneas hasta la antesis, donde se homogeniza el color. Si la espata invagina a la inflorescencia, el espádice tiende a tener forma de U, pero se corrige con el tiempo a diferencia de *A. kunthii*. Los tépalos verde claros, tienen una superficie lisa cubierta por puntos iridiscentes que contrasta con el color rojizo de los ovarios. Los estigmas sin desarrollar fueron lineales de color purpura a rojizo oscuro. En la AntF (Fig. 3h) el estigma se desarrolla de lineal a ovalado con abundante secreción estigmática y la presencia de aroma. El aroma fue frutal y de intensidad muy leve, en comparación a la AntM (Fig. 3i). Al iniciar el desarrollo de las anteras durante la AntM, el estigma fue ovalado color de rojizo oscuro a café si son polinizados o lineal y poco visibles si no lo son, ambos cubiertos por las anteras. El desarrollo de las anteras fue aleatorio en la zona baja-media de la inflorescencia hacia el ápice. En la flor, las anteras se desarrollaron en pares, primero las perpendiculares seguido de las paralelas al eje de la inflorescencia. Al hacer dehiscencia las anteras y exhibir el polen amarillo, el aroma aumentó su intensidad, siendo muy intenso y fermentado al final de la AntM. Pueden presentarse flores muy desarrolladas en la base (con 4 anteras dehiscentes) y poco desarrolladas en el ápice (con una antera) y la inflorescencia tuvo aroma hasta tener la última flor con anteras indehiscentes. Al finalizar, durante la AntP (Fig. 3j) los tépalos se vuelven café a café claro, endurecidos y ásperos, desde la base hacia el apice. Los estigmas se vuelven cafés, y cóncavos. Las anteras persistieron hasta el final de la AntP, donde caen a causa del ensanchamiento de los tépalos y la hinchazón de los ovarios (aunque no formen frutos). Durante la Pfrt (Fig. 3k) los tépalos fueron

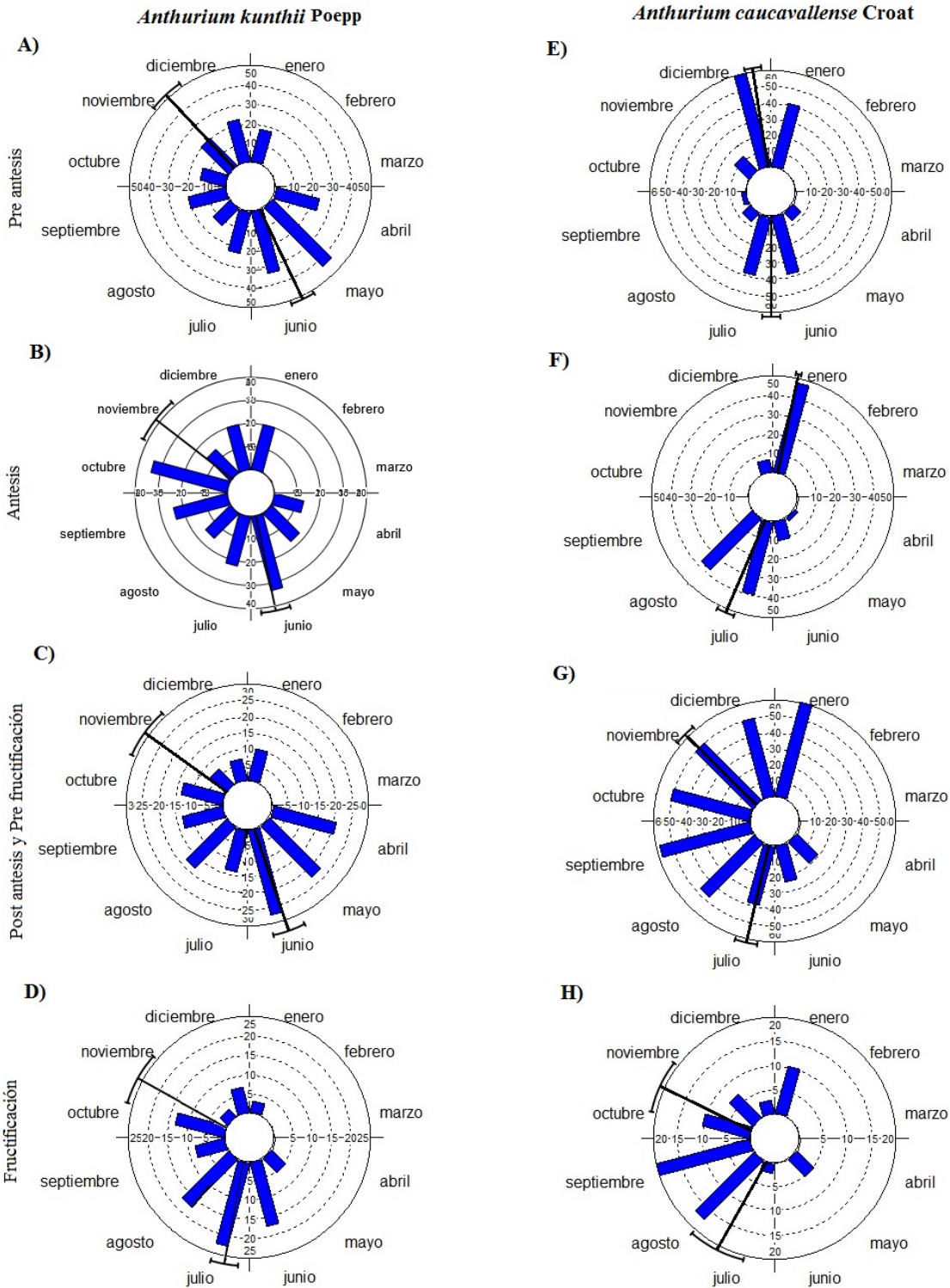


Figura 2. Gráficas circulares de barras para la frecuencia de las fenofases: preantesis (A y E), antesis (B y F), postantesis y prefructificación (C y G) y fructificación (D y H) para las especies *Anthurium kunthii* (A-D) y *A. caucavallense* (E-H) en el bosque de la Hacienda Alejandría, Risaralda, Colombia, entre Abril 2016 y Enero 2017. Los datos fueron tratados como bimodales según las recomendaciones de Morellato et al. (2010), por lo cual las líneas radiales de cada figura representan el ángulo medio con su intervalos de confianza del 95 % para los periodos abril-agosto 2016 y septiembre 2016-enero 2017.



Figura 3. Comportamiento de las inflorescencias e infrutescencias de *Anthurium kunthii* (A-F) y *A. caucavallense* (H-L) en el bosque de la Hacienda Alejandría, Risaralda, Colombia, entre Abril 2016 y Enero 2017. A, G) Pre antesis; B, H) Antesis femenina; C, I) Antesis masculina; D, J) Post antesis; E, K) Pre fructificación; F, L) Fructificación. Los cuadros en las esquinas son ampliaciones con escalas. En la figura E, el cuadro superior muestra una ampliación de las flores comúnmente presentes en el ápice de la inflorescencia en Pre fructificación. Las ampliaciones de la figura F muestran la adquisición de color por parte del fruto. Las ampliaciones en I, ejemplifican la secuencia de apertura de anteras. En la sección L, Se muestra cómo es expulsado el fruto de la infrutescencia al madurar completamente.

endurecidos y ensanchados. Los ovarios se hincharon siendo de colores verde a blanco crema, y en algunos casos purpuras. Ya en la Fructificación (Frut) (Fig. 3l) Los frutos jóvenes pueden ser rosados pasando a violetas. Los tépalos se tornaron rojo-violetas acentuando el color violeta intenso de los frutos. Estos son alargados y salen de los tépalos hasta quedar colgantes cuando ya están en su máximo de madurez.

Morfometría floral (Tabla 3)

Durante la Pant, las flores de *A. kunthii* (Lflor x Aflor; 1,85mm x 2,10mm) y *A. caucavallense* (1,83mm x 1,71mm) no tuvieron diferencias significativas en la longitud paralela de la flor (Lflor), pero *A. kunthii* tuvo flores más anchas (Aflor). En la fructificación, todos los caracteres florales medidos fueron significativamente mayores en *A. kunthii* (Lflor x Aflor; 7,41mm x 7,97mm) y menores en *A. caucavallense* (Lflor x Aflor; 4,39mm x 4,64mm). Durante la antesis, el tamaño del estigma fue mayor en *A. kunthii* (0,71mm x 0,46mm) comparado con *A. caucavallense* (0,45mm x 0,18mm), mientras que las anteras fueron significativamente más grandes en *A. caucavallense*. El espacio entre las anteras (Inter) fue menor en *A. caucavallense* (0,45mm) en comparación a *A. kunthii* (1,17mm).

Al comparar las fenofases de AntP y Pfrut dentro de la misma especie, se encontró que no existen diferencias significativas en el tamaño del estigma en *A. caucavallense*, pero si se diferenciaron en las demás variables, siendo significativamente más grandes las flores en Pfrut (Tabla 3). Al comparar las fenofases de AntP y Pfrut en la especie *A. kunthii*, no hubo diferencias significativas (p valor $>0,05$) por lo que no se diferencian en estas fenofases dentro de *A. kunthii*.

Fenología poblacional

Las dos especies de *Anthurium* tuvieron dos estaciones de floración y fructificación durante el tiempo de muestreo. El análisis de los datos bimodales, fue significativo para todas las fenofases evaluadas con un valor de concentración (r) entre 0,7 y 0,9, y valores $p < 0,05$ para el test de Rayleigh (Z) (Tabla 2). La Pant tuvo dos picos para ambas especies basados en sus valores mediana y valores medios (u), en Junio (154,4°) y Noviembre (316,9°) para *A. kunthii* y Junio (180°) y Diciembre (350,7°) para *A. caucavallense* (Fig. 2a, 2e). Junio fue el mes con menor precipitación y Octubre-Noviembre fueron meses con un pico de alta precipitación (Fig. 1). Las estaciones de floración y fructificación tuvieron un valor de concentración (r) más alto en *A. caucavallense*, y menores intervalos de confianza (IC aprox. 10°) (Tabla 2), por lo que fueron más acentuadas (Fig. 2e). La estación de floración (i.e. antesis) de *A. kunthii* fue en Junio (165°) y Octubre (285°), estando más concentrada

en Noviembre ($u=307,8^\circ$). En *A. caucavallense* la estación de floración se concentró en Julio (195°) y Enero (15°). Ambas especies tuvieron su estación de floración durante las temporadas de menor precipitación, a excepción de octubre donde aumentó la precipitación (Fig. 1).

Las fenofases de AntP y Pfrut parecen ser continuas a lo largo del año (Fig. 2c, 2g), principalmente para *A. caucavallense*. Aun así, se ajustaron más al modelo bimodal con valores de $r > 0,7$ (Tabla 2) que al modelo unimodal con $r < 0,3$ (Tabla 1). Estas fases se presentaron en Junio y Octubre en *A. kunthii*, y un mes después, en Julio y Noviembre en *A. caucavallense*. Durante octubre y noviembre se presentaron las temperaturas más bajas (Fig. 1).

La fructificación, a diferencia de las demás fenofases, puede considerarse unimodal en ambas especies, con valores de $r > 0,5$ para el análisis unimodal (Tabla 1). La fructificación tuvo un aumento estacional para los meses de Agosto en *A. kunthii* y Septiembre *A. caucavallense*. Estos dos meses constituyen épocas de alta temperatura y baja precipitación. Aun así, el valor de r en el análisis bimodal fue $>0,5$ (Tabla 2).

Los órdenes de insectos con mayor número de visitas para *A. kunthii* fueron Coleoptera, Hymenoptera, Diptera y Hemiptera, y para *A. caucavallense* fueron Hymenoptera, Coleoptera y Diptera (Fig. 4d). Para ambas especies fue abundante la visita de la Morfoespecie 2 en estado ninfal, que se alimentaba de los tépalos. El 74,2 % y el 78,7 % de esas visitas fueron realizadas durante la antesis de *A. kunthii* y *A. caucavallense* respectivamente, y más del 71 % fueron realizadas durante la AntM y menos del 28 % durante la AntF (Tabla 5) (Fig. 9c). Durante la AntF de *A. kunthii*, la mayoría de visitas las realizaron visitantes del orden Hymenoptera, donde el 86 % fueron de la familia Formicidae (Hormigas), mientras que durante la AntM el orden más frecuente fue Coleoptera donde el 73 % fueron individuos adultos de *Cyclanthura* sp. (Curculionidae) y el 11 % de su estado larval (Tabla 6, Fig. 9e). En contraste, el único orden que visitó la inflorescencia durante la AntF de *A. caucavallense*, fue Hymenoptera (100 %), donde el 54 % de las visitas fueron realizadas por Hormigas (Formicidae) y 46 % por Abejas. En la AntM, se registró la visita de la Morfoespecie2 (38 %) seguido por Hymenoptera (36 %), Coleoptera (14 %) y Diptera (12 %) (Tabla 6, Fig. 9f).

Visitantes florales Las visitas se concentraron en durante la Antesis en ambas especies de *Anthurium*. En *A. caucavallense* al aumentar la disponibilidad de flores en antesis, aumentó el número de visitas (Fig. 9b),

Tabla 1. Análisis circular de las variables fenológicas de *Anthurium kinthii* y *A. caucavallense* en el bosque de la Hacienda Alejandría, Risaralda, Colombia, entre Abril 2016 y Enero 2017.

Especie	<i>Anthurium kinthii</i>				<i>Anthurium caucavallense</i>			
Fenofase	Pre-antesis (a)	Antesis (b)	Pos-antesis (c)	Frutos (d)	Pre-antesis (a)	Antesis (b)	Pos-antesis (c)	Frutos (d)
Vector medio (u)	180, 72 °	196, 77 °	183, 97 °	219, 97 °	323, 84 °	224, 82 °	282, 46 °	266, 42 °
Mes medio	Jul	Jul	Jul	Ago	Nov	Ago	Oct	Sept
Concentración (r)	0,21	0,363	0,343	0,555	0,145	0,22	0,425	0,563
Rayleigh Test (Z)	10,003	20,521	17,637	29,25	4,296	6,842	70,969	23,468
Rayleigh Test (p)	4,53E-05	1,2E-09	2,19E-08	<1E-12	0,014	0,001	<1E-12	6,4E-11

Tabla 2. Análisis circular de las variables fenológicas de *Anthurium kinthii* y *A. caucavallense* en el bosque de la Hacienda Alejandría, Risaralda, Colombia, durante dos periodos de tiempo, Abril-Agosto 2016 y Septiembre 2016-Enero 2017.

ABRIL-AGOSTO								
Especie	<i>Anthurium kinthii</i>				<i>Anthurium caucavallense</i>			
Fenofase	Pre-antesis (a)	Antesis (b)	Pos-antesis (c)	Frutos (d)	Pre-antesis (a)	Antesis (b)	Pos-antesis (c)	Frutos (d)
Vector medio (u)	154, 4 °	167, 99 °	160, 33 °	190, 41 °	180 °	203, 40 °	193, 07 °	207, 24 °
Mes medio	Jun	Jun	Jun	Jul	Jun	Jul	Jul	Jul
Concentración (r)	0,826	0,818	0,774	0,897	0,935	0,937	0,863	0,829
Mediana	165 °	165 °	165 °	195 °	195 °	195 °	195 °	225 °
Mes mediana	Jun	Jun	Jun	Jul	Jul	Jul	Jul	Ago
IC 95 % (-) de u	148, 4 °	160, 95 °	152, 39 °	183, 73 °	175, 63 °	199, 05 °	187, 64 °	193, 31 °
IC 95 % (+) de u	160, 3 °	175, 05 °	168, 27 °	197, 09 °	184, 37 °	207, 75 °	198, 50 °	221, 17 °
Rayleigh Test (Z)	90,819	66,941	59,98	49,125	76,997	76,338	93,158	16,494
Rayleigh Test (p)	<1E-12	<1E-12	<1E-12	<1E-12	<1E-12	<1E-12	<1E-12	4,7E-08
SEPTIEMBRE-ENERO								
Vector medio (u)	316, 97 °	307, 79 °	306, 12 °	299, 15 °	350, 66 °	11, 23 °	315, 51 °	294, 92 °
Mes medio	Nov	Nov	Nov	Oct	Dic	Ene	Nov	Oct
Concentración (r)	0,758	0,753	0,733	0,799	0,928	0,996	0,738	0,716
Mediana	315 °	285 °	285 °	285 °	345 °	15 °	315 °	285 °
Mes mediana	Nov	Oct	Oct	Oct	Dic	Ene	Nov	Oct
IC 95 % (-) de u	308, 39 °	296, 61 °	293, 70 °	286, 37 °	346, 63 °	9, 88 °	310, 21 °	282, 00 °
IC 95 % (+) de u	325, 55 °	318, 98 °	318, 53 °	311, 93 °	354, 69 °	12, 58 °	320, 81 °	307, 83 °
Rayleigh Test (Z)	53,476	31,789	26,898	21,68	99,89	53,58	146,081	25,661
Rayleigh Test (p)	<1E-12	<1E-12	2,08E-12	6,5E-10	<1E-12	<1E-12	<1E-12	7,17E-12

encontrándose un R-cuadrado de 0,9 con una pendiente positiva para el análisis de correlación lineal. En contraste, en *A. kinthii*, no hubo una relación estrecha entre el aumento de las inflorescencias en antesis, y el número de visitas florales a lo largo del tiempo (Fig. 9b) con un R-cuadrado de 0,6 y pendiente positiva.

Posibles polinizadores

De los visitantes observados en *A. kinthii*, los únicos presentes en las AntF y masculinas fueron: *Cyclanthura* sp. (71 %), Formicidae 3 (15 %), Formicidae 2 (12 %) e Hymenoptera 1 (2 %). De estos, el más frecuente durante la AntF fue Formicidae 3, y el más frecuente en AntM fue *Cyclanthura* sp. En *A. caucavallense*, los únicos visitantes presentes durante las AntF y masculinas fueron: Hymenoptera 1 (36 %), Formicidae 2 (36 %) y Formicidae 3 (27 %), los mismos visitantes que en *A. kinthii* a excepción de *Cyclanthura* sp. que se presentó únicamente en la AntM. Formicidae 2 y 3 fueron principalmente recolectores de néctar y nunca transportaron polen.

Los individuos de Hymenoptera 1 sobrevolaron la inflorescencia en AntM durante unos minutos para

después posarse. De manera dirigida, buscaban las zonas con más polen donde la fragancia floral era más intensa, mientras rozaban sus patas delanteras contra las anteras, recolectando todo el polen con sus patas traseras (Fig. 10a). Un individuo pudo recolectar todo el polen de la inflorescencia en 10min. Las inflorescencias en AntF no fueron sobrevoladas antes de posarse y coleccionar secreciones estigmáticas, a diferencia de las inflorescencias en AntM. La especie Hymenoptera 1 tuvo depredadores como Araneae 1, capaz de cazar dos abejas cada 30 minutos (Fig. 10c, 10d). Individuos de Hymenoptera 2 no fueron observados durante la AntF, sin embargo, éste es un visitante importante con un comportamiento similar a Hymenoptera 1, que además colectó polen en la zona ventral del tórax y las patas, y suele desplazarse caminando sobre la inflorescencia y no solo volando como Hymenoptera 1 (Fig. 10e).

Cyclanthura sp. fue el visitante floral más frecuente en *A. kinthii*, visitó las fenofases AntF y masculina. Tuvo un comportamiento muy específico, y cumplió la mayor parte de su ciclo de vida sobre las inflorescencias de *A. kinthii*, reproducción, crecimiento y alimentación del estado larval. Al llegar un individuo

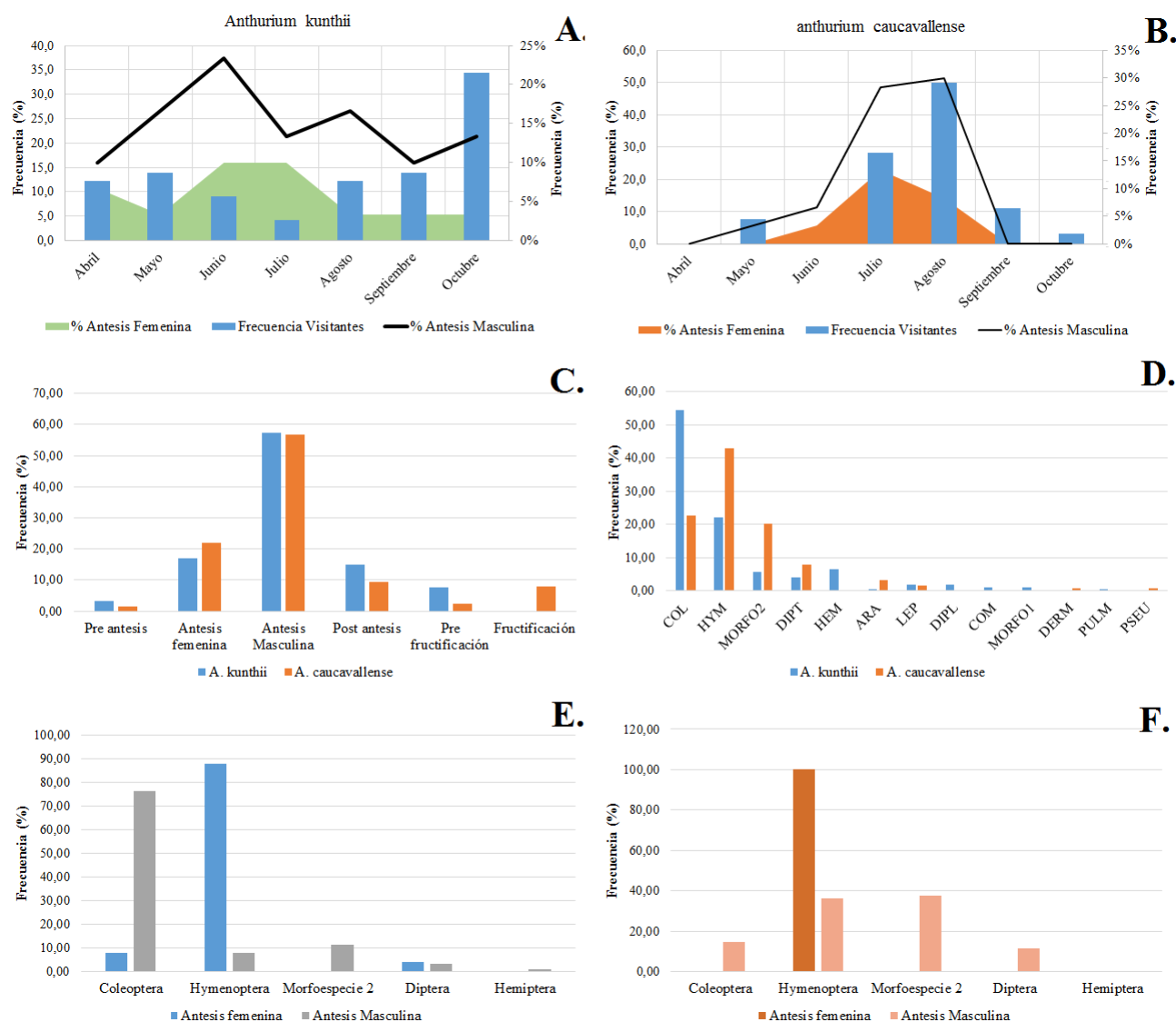


Figura 4. Frecuencia de insectos visitantes a las inflorescencias de *Anthurium kunthii* y *A. caucavallense* en el bosque de la Hacienda Alejandría, Risaralda, Colombia, entre Abril 2016 y Enero 2017. A, B) Frecuencia de visitas durante 7 meses relacionado con la abundancia de flores en antesis femenina y masculina en A) *Anthurium kunthii*. B) *Anthurium caucavallense*. C) abundancia de visitantes florales en cada fenofase. D) frecuencia de visitantes florales para cada orden (clase Insecta). E) frecuencia de visitas durante la antesis (órdenes más frecuentes) en *A. kunthii*. F) frecuencia de visitas durante la antesis (órdenes más frecuentes) en *A. caucavallense*.

adulto de *Cyclanthura* sp., éste muerde aleatoriamente los tépalos y estigmas de las flores menos desarrolladas (Pant). Estos individuos pueden traer granos de polen, lo que en algunas ocasiones resulta en polinización y posterior fructificación de las flores con estigmas receptivos de la base de la inflorescencia (Fig. 12d). Las mordeduras a los tépalos de la inflorescencia causaron una modificación floral nombrada en este estudio “Salto de Fase (SF)” (Fig. 12a), donde las flores que aún no han desarrollado los estigmas al momento de la llegada de un individuo de *Cyclanthura* sp., omiten este desarrollo, y pasan a ser flores en AntM, sin el desarrollo evidente del estigma (Fig. 12c, 12f), compa-

rado con el desarrollo visible del estigma observado en la fig. 6, durante la AntM.

Para las flores en “Salto de Fase” se midieron las once variables florales (Tabla 5). Las variables florales en “Salto de Fase” no mostraron diferencias significativas con las flores en Pant de *A. kunthii* (p valor $\leq 0,05$). Pero, en las fenofases de AntM y AntP, las flores en “salto de fase” fueron más pequeñas (Lflor x Aflor; 2,25mm x 2,60mm), que en AntM con desarrollo normal (2,65mm x 3,17mm). Es decir, el salto de fase produce flores pequeñas con anteras y polen visibles (Fig. 12b).

Tabla 3. Medidas morfométricas de once variables para seis fenofases descritas de *Anthurium kunthii* y *A. caucavallense* en el bosque de la Hacienda Alejandría, Risaralda, Colombia, entre Abril 2016 y Enero 2017.

<i>Anthurium kunthii</i>						
Fenofase	Pre antesis	Antesis femenina	Antesis masculina	Post antesis	Pre fructificación	Fructificación
Variables	n=30	n=30	n=27	n=30	n=29	n=12
LTP	0,70 ± 0,15	0,80 ± 0,14	0,79 ± 0,09	*1,00 ± 0,21	0,90 ± 0,13	*1,34 ± 0,12
ATp	*0,81 ± 0,21	1,13 ± 0,17	*1,25 ± 0,15	*1,57 ± 0,23	**1,62 ± 0,29	*2,61 ± 0,54
Lest	0,16 ± 0,16	0,55 ± 0,17	*0,71 ± 0,16	* * 0,50 ± 0,10	*0,55 ± 0,09	*0,62 ± 0,15
Lant	NA	NA	*0,83 ± 0,07	*0,38 ± 0,39	NA	NA
Aant	NA	NA	0,31 ± 0,06	*0,11 ± 0,15	NA	NA
Lteca	NA	NA	0,41 ± 0,05	* * 0,10 ± 0,15	NA	NA
Ateca	NA	NA	0,30 ± 0,06	* * 0,09 ± 0,13	NA	NA
Inter	*0,73 ± 0,36	1,09 ± 0,19	*1,17 ± 0,18	*1,56 ± 0,38	**1,85 ± 0,54	*5,38 ± 1,90
Lflor	* * 1,85 ± 0,44	2,32 ± 0,41	*2,65 ± 0,30	*3,27 ± 0,60	**3,20 ± 0,61	*7,41 ± 1,77
Aflor	*2,10 ± 0,59	2,81 ± 0,40	*3,17 ± 0,66	*3,81 ± 0,58	* * 3,91 ± 0,59	*7,97 ± 1,75
<i>Anthurium caucavallense</i>						
Variables	n=30	n=0	n=30	n=30	n=30	n=30
LTP	*0,79 ± 0,06	NT	*0,86 ± 0,11	0,74 ± 0,11	*1,09 ± 0,35	*0,91 ± 0,25
ATp	0,59 ± 0,07	NT	1,13 ± 0,15	1,09 ± 0,16	**1,70 ± 0,39	1,98 ± 0,35
Lest	*0,23 ± 0,07	NT	0,45 ± 0,09	* * 0,47 ± 0,09	* * 0,51 ± 0,09	0,50 ± 0,10
Aest	*0,02 ± 0,01	NT	0,18 ± 0,08	0,16 ± 0,08	* * 0,19 ± 0,08	0,20 ± 0,09
Lant	NA	NT	0,59 ± 0,06	0,06 ± 0,18	NA	NA
Aant	NA	NT	*0,81 ± 0,07	0,07 ± 0,07	NA	NA
Lteca	NA	NT	*0,70 ± 0,08	* * 0,06 ± 0,18	NA	NA
Ateca	NA	NT	*0,43 ± 0,04	* * 0,04 ± 0,11	NA	NA
Inter	0,31 ± 0,11	NT	0,45 ± 0,32	1,11 ± 0,38	**1,87 ± 0,40	2,68 ± 0,31
Lflor	* * 1,83 ± 0,18	NT	*3,05 ± 0,27	2,63 ± 0,33	* * 3,84 ± 0,88	4,39 ± 0,82
Aflor	1,71 ± 0,18	NT	2,76 ± 0,24	2,43 ± 0,31	* * 4,18 ± 1,07	4,64 ± 0,60

Todas las medidas están en milímetros (mm). Dónde: LTP: Longitud Paralela de los tépalos; ATp: Longitud perpendicular de los tepalos; Lest: Longitud Paralela del estigma; Aest: Longitud perpendicular del estigma; Lant: Largo de las anteras; Aant: Ancho de las anteras; Lteca: Largo de la teca; Ateca: Ancho de la teca; Inter: Espacio entre las anteras sobre el pistilo; Lflor: Longitud Paralela de la flor; Aflor: Longitud perpendicular de la flor; NA: Estructura ausente; NT: fenofase no colectada. * indica el valor estadísticamente mayor comparado con su homólogo en la otra especie (U Mann-Withney $P_{(0,05)}$). ** sin diferencias significativas.

Tabla 4. Medidas morfométricas de once variables para tres fenofases descritas de las inflorescencias de *Anthurium kunthii* en “Salto de Fase” en el bosque de la Hacienda Alejandría, Risaralda, Colombia, entre Abril 2016 y Enero 2017.

<i>Anthurium kunthii</i> en Salto de Fase			
Fenofase	Pre antesis	Antesis masculina	Post antesis
Variables	n=30	n=30	n=27
LTP	* * 0,71 ± 0,09	* * 0,76 ± 0,12	* * 0,80 ± 0,11
ATp	* * 0,83 ± 0,10	* * 1,02 ± 0,13	* * 1,16 ± 0,22
Lest	* * 0,16 ± 0,12	* * 0,30 ± 0,15	* * 0,24 ± 0,21
Aest	* * 0,01 ± 0,02	* * 0,07 ± 0,08	* * 0,08 ± 0,10
Lant	NA	* * 0,77 ± 0,11	0,78 ± 0,09
Aant	NA	* * 0,34 ± 0,11	0,38 ± 0,08
Lteca	NA	* * 0,41 ± 0,10	0,46 ± 0,08
Ateca	NA	* * 0,31 ± 0,09	0,33 ± 0,06
Inter	* * 0,69 ± 0,17	* * 0,67 ± 0,26	* * 0,80 ± 0,52
Lflor	* * 1,75 ± 0,21	* * 2,25 ± 0,45	* * 2,55 ± 0,32
Aflor	* * 2,17 ± 0,20	* * 2,60 ± 0,39	* * 2,84 ± 0,30

Las heridas de los tépalos causados por *Cyclanthura* sp. posteriormente se necrosaron (Fig. 12e). El aumento en la producción de polen por el “Salto de Fase” suele ser acorde con el aumento de individuos de *Cyclanthura* sp. en la inflorescencia. Una vez machos y hembras de *Cyclanthura* sp. se reproducen, la hembra pone los huevos cerca al tejido necrosado, mordido inicialmente

(Fig. 12i). Las larvas de *Cyclanthura* sp. llegan hasta el eje central de la inflorescencia, donde se alimentan provocando la muerte de toda la inflorescencia o gran parte de ella (Fig. 12d). Si los individuos de *Cyclanthura* sp. llegan cuando el desarrollo de la AntF está avanzado, no es posible distinguir entre inflorescencias normales e inflorescencias que han tenido “Salto de

Tabla 5. Visitantes florales durante las fenofases antesis masculina y antesis femenina, de las especies *Anthurium kunthii* y *A. caucavallense*, en el bosque de la Hacienda Alejandría, Risaralda, Colombia, entre Abril 2016 y Octubre 2016.

ORDEN/MORFOESPECIE del Visitante	<i>Anthurium kunthii</i>			<i>Anthurium caucavallense</i>		
	n	% Vfem	% Vmasc	n	% Vfem	% Vmasc
Araneae	1	0,0	100,0	1	0,0	100,0
Araneae 1	1	0,0	100,0	0	0,0	0,0
Araneae 3	0	0,0	0,0	1	100,0	0,0
Coleoptera	10	0,0	100,0	68	2,9	97,1
<i>Cyclanthura</i> sp.	10	0,0	100	65	3,1	96,9
Coleoptera 1	0	0,0	0,0	3	0,0	100,0
Collembola	0	0,0	0,0	2	0,0	100,0
Collembola 1	0	0,0	0,0	2	0,0	100,0
Dermaptera	1	0,0	100,00	0	0,0	0,0
Dermaptera 1	1	0,0	100,0	0	0,0	0,0
Diptera	8	0,0	100,0	4	25,0	75,0
Diptera 1	5	0,0	100,0	1	100,0	0,0
Diptera 2	1	0,0	100,0	0	0,0	0,0
Diptera 3	1	0,0	100,0	0	0,0	0,0
Diptera 4	1	0,0	100,0	0	0,0	0,0
Diptera 6	0	0,0	0,0	1	0,0	100,0
<i>DrsoSophila</i> sp.	0	0,0	0,0	1	0,0	100,0
Hemiptera	0	0,0	0,0	1	0,0	100,0
Tingidae 1	0	0,0	0,0	1	0,0	100,0
Hymenoptera	53	52,8	47,2	29	75,9	24,1
Formicidae 2	12	91,7	8,3	11	81,8	18,2
Formicidae 3	9	77,8	22,2	14	85,7	14,3
Formicidae 6	6	100,0	0,0	0	0,0	0,0
Formicidae 7	1	0,0	100,0	0	0,0	0,0
Formicidae 9	1	100,00	0,0	0	0,0	0,0
Hymenoptera 1	12	15,0	75,0	2	50,0	50,0
Hymenoptera 2	7	0,0	100,00	1	0,0	100,00
Hymenoptera 3	1	0,0	100,0	0	0,0	0,0
Hymenoptera 4	2	0,0	100,0	0	0,0	0,0
Hymenoptera 5	1	0,0	100,0	0	0,0	0,0
Hymenoptera 6	1	0,0	100,0	0	0,0	0,0
Hymenoptera 7	0	0,0	0,0	1	0,0	100,0
Lepidoptera	1	0,0	100,0	1	0,0	100,0
Lepidoptera 1	1	0,0	100,0	1	0,0	100,0
Morfoespecie 1	0	0,0	0,0	1	100,0	0,0
Morfoespecie 1	0	0,0	0,0	1	100,0	0,0
Morfoespecie 2	23	0,0	100,0	10	0,0	100,00
Morfoespecie 2	23	0,0	100,0	10	0,0	100,00
TOTAL	97	28,9	71,1	117	23,1	76,9

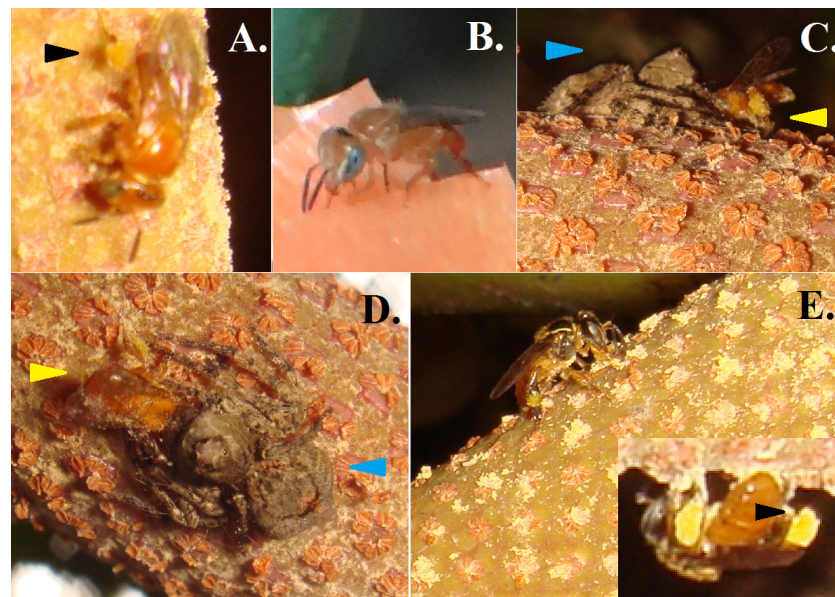


Figura 5. Posibles polinizadores de *A. caucavallense* y *A.kunthii*. A-B) Hymenoptera 1. C-D) Araneae 1. Las puntas azules indican Araneae 1 y las amarillas Hymenoptera 1. E) Hymenoptera 2. Las puntas negras indican la presencia de polen en las patas de las abejas.

fase” (Fig. 12h). De las 22 inflorescencias visitadas por *Cyclanthura* sp. a *A. kunthii*, solo una fructificó (Tabla 7). En *A. caucavallense*, se registró visita de abundantes individuos de *Cyclanthura* sp. a solo 6 inflorescencias, pero no hubo indicios de “Salto de Fase”. En *A. caucavallense* solo una de las inflorescencias visitadas por *Cyclanthura* sp. fructificó (Tabla 7), las demás murieron.

Sistema reproductivo

No pudieron realizarse pruebas de autopolinización inducida debido a que las fases femenina y masculina no se solaparon. Solo en dos ocasiones se pudo inducir la autopolinización en *A. caucavallense*. El porcentaje de fructificación resultado de polinización cruzada fue superior al 47 % en ambas especies. Las pruebas de polinización cruzada fueron 100 % efectivas en ambas especies. Los porcentajes de fructificación para cada prueba se encuentran en la tabla 7, donde el porcentaje de polinización cruzada fue de 62 % para *A. kunthii* y 54 % en *A. caucavallense*. La relación P/O en *A. kunthii* fue de 8.800 P/O, y en *A. caucavallense* de 19.800 P/O.

DISCUSIÓN

Fueron observados cambios en la coloración de la espata y el pedúnculo floral principalmente durante la antesis o al finalizarla en ambas especies. Aunque los cambios observados en coloración de la espata y el pedúnculo no se considera que estén involucrados en la polinización (Croat 1980), aun así, el patrón de coloración verde con margen de colores púrpura, cobre o rojizo observado en *A. kunthii* en esta investigación, es considerada por Lev-Yadun (2016) como un mecanismo de defensa contra la herbivoría. En consecuencia, la espata permanece persistente durante todas las fenofases, lo que permite pensar que esta estructura puede tener alguna importancia aún no revelada para la floración en *Anthurium*. Para el comportamiento de la inflorescencia, en *A. kunthii* la espata tuvo amplias variaciones de color pasando de diferentes tonalidades de verde a cobre, púrpura o rojizo, las secreciones estigmáticas fueron muy visibles antes de ser colectadas por las hormigas, y el polen fue amarillo y cambió a blanco al finalizar la antesis masculina. Estas descripciones no concuerdan con lo observado por Croat (1980) en *A. kunthii*, donde el polen siempre fue blanco, la secreción estigmática fue poca, y la espata fue verde pálido. Las características florales pueden variar entre poblaciones, la secreción estigmática puede variar en cantidad como resultado de variación en la humedad relativa, temperatura y número de visitantes que remuevan el néctar (Croat, com. pers.). En *A. caucavallense*, no se encontraron pistilos emergentes ni polen color violeta como lo

indicaron Croat & Bernard (1991). La diferencia más marcada entre *A. kunthii* y *A. caucavallense*, fue la presencia de fragancias florales durante las antesis femenina y masculina de *A. caucavallense*. Estas fragancias son consideradas por Guevara-Ibarra et al. (2015) y Gibernau (2003) como un factor importante en la atracción de los polinizadores de las familias Apidae y Halictidae, lo que explica la baja diversidad y abundancia de visitantes florales de estas familias en *A. kunthii*.

El patrón fenológico fue bimodal, para ambas especies de *Anthurium*. Esto concuerda con los estudios fenológicos de otras hierbas de sotobosque realizados por Siverstone-Sopkin (2011) en Colombia, donde los individuos de *Eucharis caucana* tuvieron un régimen bimodal de floración, asociados con los picos de precipitación anual. Sin embargo, en este estudio durante el periodo abril-agosto, la Pre antesis, Antesis, Post antesis y Fructificación de las dos especies de *Anthurium* estuvieron asociadas a las épocas más secas del año (i.e. junio, julio, agosto). En contraste, durante el periodo de septiembre-enero todas las fenofases de *A. kunthii* ocurrieron en noviembre, el mes con mayor precipitación, mientras que en *A. caucavallense* únicamente la post antesis y fructificación ocurrieron en esa época, repitiendo la estación de floración (i.e. antesis) posterior al pico de precipitación en diciembre y enero.

Los visitantes florales más frecuentes fueron individuos de Coleoptera, Hymenoptera y Diptera en congruencia con los trabajos reportados en aráceas y el género *Anthurium* (Dressler 1968; Madison 1979; Croat 1980; Grayum 1990; Schwerdtfeger et al. 2002; Franz 2007; Cuartas-Hernández & Gómez-Murillo 2015; Guevara-Ibarra et al. 2015). La mayoría de visitas ocurrieron durante la antesis masculina, debido a que esta fase tiene mayor duración en comparación a la fase femenina que es muy corta (Croat 1980; Guevara-Ibarra et al. 2015). Los polinizadores de *A. caucavallense* fueron abejas recolectoras de polen de Hymenoptera 1 (aff. Nannotrigona) e Hymenoptera 2 (aff. Trigona), al igual que en los trabajos de Guevara-Ibarra et al. (2015) y Gibernau et al. (2010). Las visitas de estas abejas en *A. kunthii* fueron muy escasas, debido posiblemente a la carencia de fragancia de la inflorescencia (Guevara et al. 2015), mientras que las visitas de *Cyclanthura* sp. fueron abundantes, lo que corrobora la asociación *Cyclanthura-Anthurium* propuesta por Franz & Valente (2005). Esta asociación fue principalmente planta-herbívoro, debido a que del total de inflorescencias visitadas, solo un 4 % produjo frutos en comparación al 53 % producido por polinización cruzada espontánea. *Cyclanthura* es considerado por Franz (2007) como polinizador de

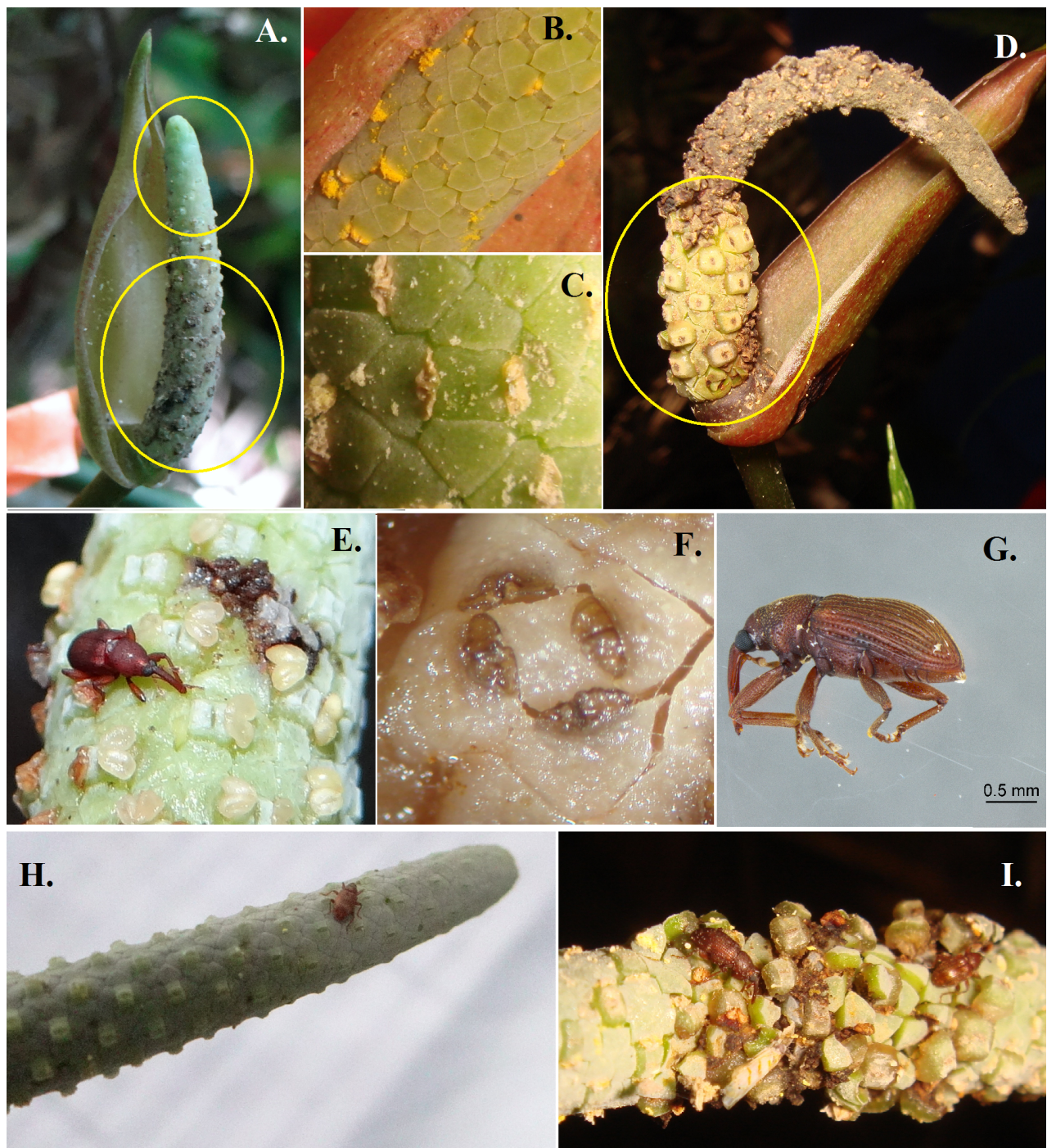


Figura 6. Caracterización floral en "Salto de fase." ocurrido en *Anthurium kunthii*, en respuesta a la presencia de *Cyclanthura* sp. (Curculionidae). A) Inflorescencia en salto de fase, los círculos amarillos encierran las dos fases presentes en la inflorescencia. B) flores típicamente en Pre antesis con anteras. C), F) Flor sin visualización de estigma. D) inflorescencia en post antesis. E), G), H), I) Visitante floral *Cyclanthura* sp. (Curculionidae).

Anthurium, mientras que Guevara-Ibarra et al. (2015) lo consideraron un herbívoro. Franz (2007) consideró a *Cyclanthura* un polinizador debido probablemente a su abundante presencia en las inflorescencias de *Anthurium*, su capacidad de transportar polen y bajo la asunción de que las larvas de *Cyclanthura* solo se alimentan de tejido muerto. Esto explicaría por qué los

adultos muerden los tépalos, causando necrosis floral y ponen sus huevos cerca en flores con "Salto de Fase" de *A. kunthii*. Aun así, Franz (2007) no evaluó la producción de frutos en *Anthurium* después de la visita de *Cyclanthura*, el cual fue muy reducido en *A. kunthii*. Este comportamiento herbívoro de las larvas de *Cyclanthura*, encontrado también por Guevara et al.

Tabla 6. Cantidad de visitas de *Cyclanthura* sp. (Curculionidae) a las inflorescencias de *Anthurium kunthii* y *A. caucavallense* por cada fenofases en el bosque de la Hacienda Alejandría, Risaralda, Colombia, entre Abril 2016 y Octubre 2016.

FENOFASE	Cantidad de inflorescencias de <i>A. kunthii</i> visitadas		Cantidad de inflorescencias de <i>A. caucavallense</i> visitadas	
Total de inf. visitadas por <i>Cyclanthura</i> sp.	22	100 %	6	100 %
Pre antesis	1	4,5 %	0	0,0 %
Antesis femenina	1	4,5 %	0	0,0 %
Antesis masculina	21	95,5 %	5	83,3 %
Post antesis	4	18,2 %	2	33,3 %
Pre fructificación	2	9,1 %	2	33,3 %
Fructificación	1	4,5 %	1	16,7 %

Tabla 7. Pruebas de polinización en *Anthurium kunthii* y *A. caucavallense* en el bosque de la Hacienda Alejandría, Risaralda, Colombia, entre Abril 2016 y Enero 2017.

<i>Anthurium kunthii</i>					
Tipo de experimento	Npl	Nin	Nin-D	Nin-A	%Fr
Polinización cruzada natural	24	39	21	18	53,8
Polinización cruzada inducida	7	8	8	0	100
Autopolinización espontánea	14	15	0	15	0
Autopolinización inducida	0	0	0	0	0
Total polinización Cruzada	31	47	29	18	61,7
Total Autopolinización	14	15	0	15	0,0
Total	45	62	29	33	46,8
<i>Anthurium caucavallense</i>					
Tipo de experimento	Npl	Nin	Nin-D	Nin-A	%Fr
Polinización cruzada natural	17	57	27	30	47,4
Polinización cruzada inducida	8	8	8	0	100
Autopolinización espontánea	10	10	0	10	0
Autopolinización inducida	2	2	1	1	50
Total polinización Cruzada	25	65	35	30	53,8
Total Autopolinización	12	12	1	11	8,3
Total	37	77	36	41	46,8

2015, explica la ausencia de una relación directa entre la producción de flores y las visitas florales en *A. kunthii*, dado que *Cyclanthura* sp. constituyó el 35 % de las visitas florales. Por el contrario, en *A. caucavallense* los individuos de *Cyclanthura* fueron el 10 % del total de las visitas, y se encontró una relación directa entre el aumento de flores en antesis y la cantidad de visitantes florales. En consecuencia, se confirma que *Cyclanthura* es principalmente un herbívoro de inflorescencias de *Anthurium* como lo indicaron Guevara et al. 2015. Aun así, en un ambiente donde el único polinizador posible de *A. kunthii* son las abejas (Himenoptera 1) y estas tuvieron una sola visita, la pobre polinización producida por *Cyclanthura* podría ser fundamental para la reproducción de las especies de *Anthurium* siempre que estas se reproduzcan principalmente por polinización cruzada.

rescencias visitadas por *Cyclanthura* sp., denominadas por este trabajo como inflorescencias en “salto de fase”, son evidentes y han sido observadas en *A. buganum* por Guevara-Ibarra (com.pers.). Dentro de la clasificación de *Cyclanthura* como polinizador o herbívoro, los resultados de salto de fase hacen que *Cyclanthura* sea principalmente un herbívoro pues los estigmas son fundamentales para la polinización. En esta medida, no se descarta que en la Asociación *Cyclanthura-Anthurium*, la presencia de polen sea fundamental para la reproducción de *Cyclanthura*, de manera que las especies de *Anthurium* donde no ocurre salto de fase como en *A. caucavallense*, no promoverían la asociación *Cyclanthura-Anthurium*. Además, esta asociación *Cyclanthura-A. caucavallense* pudo evitarse por la producción de secreciones rojizas que cubrían los daños causados por los herbívoros en las inflorescencias. Es decir, la asociación *Cyclanthura-Anthurium* puede evitarse por las defensas contra herbívoros de cada

Las variaciones morfológicas significativas de las inflo-

especie.

Ambas especies de *Anthurium* fueron auto-incompatibles. La relación P/O de ambas especies fue de 8.800 *A. kunthii* y 18.900 *A. caucavallense* que indican una reproducción por xenogamia (Cruden 1977). Aun así, Chouteau et al. (2006a) señalan que esta relación P/O no es igual en aráceas, y que es mayor en especies auto-compatibles y menor en especies auto-incompatibles. A pesar de esto, la relación P/O fue de 44.600 en *A. buganum* también auto-incompatible (Guevara-Ibarra et al. 2015). En conclusión, *A. kunthii* y *A. caucavallense* tuvieron una estación de floración asociado a épocas secas seguido de una estación de floración asociado a épocas lluviosas. Ambas especies fueron muy diferentes morfológicamente entre ellas, y aumentaron de tamaño en sus componentes florales conforme cambiaban de fenofase. Aunque la lista de visitantes florales es grande, muchos son herbívoros, oportunistas o ladrones, mientras que los polinizadores efectivos fueron abejas recolectoras de polen (Hymenoptera) atraídas principalmente por el aroma en las inflorescencias y recompensadas con polen y secreciones estigmáticas. La presencia de *Cyclanthura* en las

inflorescencias durante la antesis, crea daños estructurales, cambios morfológicos y la posterior muerte de toda o parte de las inflorescencias, que unido a su baja capacidad de polinización efectiva, catalogan a la asociación *Cyclanthura-Anthurium* del tipo planta-herbívoro, y no planta-polinizador considerado anteriormente.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Universidad del Valle por la financiación de este proyecto. A Hilda Sanint por su permiso y hospitalidad para trabajar en la Hacienda Alejandría en Risaralda, Colombia. Agradezco al Biólogo Edier Soto por su ayuda en los análisis estadísticos. Al doctor Marc Gibernau por sus comentarios y puntos de vista durante la ejecución de la investigación. A los profesores Philip Silverstone y Alejandro Zuluaga de la Universidad del Valle por su ayuda y comentarios. Agradezco a mi esposa y bióloga Sandra M. Velasco-Cuervo por su ayuda en el uso de la plataforma Latex y su apoyo durante el proceso. Finalmente gracias a toda mi familia por su apoyo incondicional.

LITERATURA CITADA

- Carlsen, M.M. & Croat, T.B., 2013. A Molecular Phylogeny of the Species-Rich Neotropical Genus *Anthurium* (Araceae) based on Combined Chloroplast and Nuclear DNA. *Systematic Botany*, 38(3), pp.576–588.
- Chouteau, M., Barabé, D. & Gibernau, M., 2006. A Comparative Study of Inflorescence Characters and Pollen-Ovule Ratios among the Genera *Philodendron* and *Anthurium* (Araceae). *International Journal of Plant Sciences*, 167(4), pp.817–829.
- Chouteau, M., Gibernau, M. & Barabé, D., 2008. Relationships between floral characters, pollination mechanisms, life forms, and habitats in Araceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 156, pp.29–42.
- Croat, T.B., 1983. *Anthurium kunthii* Poepp. A
- Croat, T.B., 1980. Flowering Behavior of the Neotropical Genus *Anthurium* (Araceae). *American Journal of Botany*, 67(6), pp.888–904.
- Croat, T.B., 1992. Species diversity of araceae in Colombia: A preliminary survey. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 79(1), pp.17–28.
- Croat, T.B. & Bernard, A., 1991. Revision of *Anthurium* section *Pachyneurium* (Araceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 78(3).
- Croat, T.B. & Bunting, G.S., 1979. Standardization of *Anthurium* descriptions. *Aroideana*, 2, pp.15–25.
- Cruden, R.W., 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 31(1), pp.32–46.
- Cuartas-Hernández, S. & Gómez-Murillo, L., 2015. Visitantes florales de Araceae en un boque montano tropical: Efecto del gradiente de elevación. In J. Ramírez-Guapacha, ed. *Memorias Congreso Colombiano de Botánica. Manizales: Asociación Colombiana de Botánica-ACB*.
- Dafni, A., 1992. *Pollination ecology: a practical approach*. 1st ed., Oxford: Oxford University Press.
- Dressler, R.L., 1968. Pollination by *Euglossine* Bees. *Evolution*, 22(1), pp.202–210.
- Franz, N.M., 2007. Pollination of *Anthurium* (Araceae) by derelomine flower weevils (Coleoptera: Curculionidae). *Revista de Biología Tropical*, 55(1), pp.269–277.

- Franz, N.M. & Valente, R.M., 2005. Evolutionary trends in derelomine flower weevils (Coleoptera: Curculionidae): From associations to homology. *Invertebrate Systematics*, 19(6), pp.499–530.
- Gibernau, M., 2003. Pollinators and Visitors of Aroid Inflorescence. *Aroideana*, 26(11), pp.73–91.
- Gibernau, M., 2015. Sistemas de polinización en aráceas tropicales (con énfasis en los generos presentes en Colombia) y su historia evolutiva. In *Memorias Congreso Colombiano de Botánica*. Manizales, p. 139.
- Gibernau, M., Chartier, M. & Barabé, D., 2010. Recent Advances Towards an Evolutionary Comprehension of Araceae Pollination. *Recherche*, pp.101–114.
- Gómez-Murillo, L. & Cuartas-Hernández, S.E., 2016. Patterns of diversity of flower-visitor assemblages to the understory Araceae in a tropical mountain forest in Colombia. *Journal of Insect Conservation*, 20(6), pp.1069–1085.
- Grayum, M.H., 1990. Evolution and phylogeny of the Araceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 77(4), pp.628–697.
- Guevara-Ibarra, L., Torres-González, A. & Gibernau, M., 2015. Biología reproductiva de *Anthurium buganum* (Araceae) en el Parque Natural Regional El Vínculo, Colombia. Universidad del Valle.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D., 2001. PAST-palaeontological statistics. *Palaeontología electrónica*, 4(9), pp.1–92.
- Hentrich, H., Kaiser, R. & Gottsberger, G., 2010. Floral biology and reproductive isolation by floral scent in three sympatric aroid species in French Guiana. *Plant Biology*, 12, pp.587–596.
- Herrera-Palma, M., 2015. Visitantes y características florales de *Anthurium caucanum* Engler y *A. panduriforme* Schott en un gradiente altitudinal de un bosque tropical andino. Universidad de Antioquia.
- IDEAM, Instituto de Hidrología, M. & E.A., 2014. Tiempo y Clima. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible de Colombia.
- Kearns, C.A. & Inouye, D.W., 1993. Techniques for pollination biologists, Niwot: University Press of Colorado.
- Kovach Computing Service, 2016. Oria.
- Kraemer, M. & Schmitt, U., 1999. Possible pollination by hummingbirds in *Anthurium sanguineum* Engl. (Araceae). *Plant Systematics and Evolution*, 217(3–4), pp.333–335.
- Lev-Yadun, S., 2016. Red/Purple Leaf Margin Coloration: Potential Defensive Functions. In *Defensive (anti-herbivory) Coloration in Land Plants*. Cham: Springer International Publishing, pp. 101–105.
- Madison, M., 1979. Protection of developing seeds in neotropical Araceae. *Journal of the International Aroid Society, Inc.*, 2(2), pp.52–61.
- Madison, M., 1978. The species of *Anthurium* with palmately divided leaves. *Selbyana*, 2(2/3), pp.239–282.
- Mayo, S. et al., 1997. The genera of Araceae, Kew: Kew: Royal Botanic Gardens.
- Morales-Morales, P.A. & Benavides-Duque, A.M., 2015. Fenología reproductiva del anturio negro *Anthurium caramantae* en el Parque Arví, andes colombianos. In J. Ramírez-Guapacha, ed. *Memorias Congreso Colombiano de Botánica*. Manizales: Asociación Colombiana de Botánica-ACB.
- Morales, P.A., Benavides, A.M. & Cardona, F.A., 2015. Guía de campo del Parque Arví: Anturios, Bromelias y Orquídeas 1st ed., Medellín: Alcaldía de Medellín, Corporación Parque Arví, Universidad de Antioquia, Corporación para Investigaciones Biológicas y Sociedad Colombiana de Orquideología.
- Morellato, L.P.C., Alberti, L.F. & Hudson, I.L., 2010. Applications of Circular Statistics in Plant Phenology: a Case Studies Approach. In I. L. Hudson & M. R. Keatley, eds. New York: Springer Dordrecht Heidelberg London New York, pp. 339–359.
- Pennington, T.R., Lewis, G. & Ratter, J., 2006. An Overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savannas and seasonally dry forest. In T. R. Pennington, G. Lewis, & J. Ratter, eds. *Neotropical savannas and seasonally dry forest: Plant diversity, biogeography and conservation*. New York: CRC Press, pp. 1–30.
- Pizano, C. & García, H. eds., 2014. *El Bosque Seco Tropical en Colombia*, Bogotá, D.C., Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).
- Pontes, T.A. et al., 2014. Measuring relative flower size in *Anthurium* (Araceae) as a continuous quantitative character. *Phytotaxa*, 178(3), pp.171–180.
- Rasband, W.S., 2016. ImageJ. U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA.

- Sánchez, J.R., Trujillo-Trujillo, E. & Gamboa-Tabares, J.A., 2015. Escarabajos asociados a inflorescencias de araceae. In Memorias Congreso Colombiano de Botánica. Manizales: Asociación Colombiana de Botánica-ACB, p. 139.
- Schwerdtfeger, M., Gerlach, G. & Kaiser, R., 2002. Anthecology in the neotropical genus *Anthurium* (Araceae): a preliminary report. *Selbyana*, 23(2), pp.258–267.
- Shivanna, K.R. & Tandon, R., 2014. Reproductive ecology of flowering plants: A manual 1st ed., New Delhi: Springer New Delhi Heidelberg New York Dordrecht London.
- Siverstone-Sopkin, P.A., 2011. Los muertos vivientes: La historia natural de cuatro lirios amazónicos del suroccidente de Colombia (*Eucharis* y *Plagiolirion*, Amaryllidaceae) 1st ed., Cali, Colombia: Universidad del Valle.
- Valerio-Gutiérrez, C.E. & Villalobos-Solano, E.M., 1980. Polinización y eficiencia reproductiva en *Anthurium scandens* (Araceae). Pollination and reproductive efficiency in *Anthurium scandens* (Araceae). *Brenesia*, (18), pp.137–146.
- Zar, J.H., 2010. Biostatistical Analysis 5th ed., New jersey: Pearson Prentice Hall.
- Zona, S. & Christenhusz, M.J.M., 2015. Litter-trapping plants: filter-feeders of the plant kingdom. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 179(4), pp.554–586.